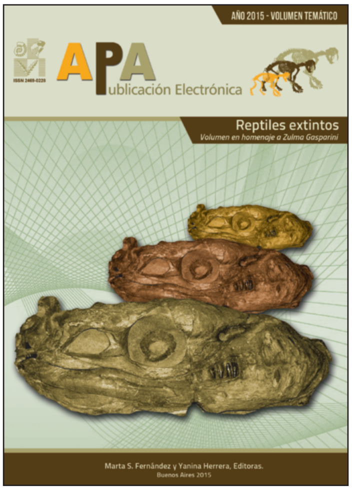
APA Publicación Electrónica
ISSN 2469-0228
www.peapaleontologica.org.ar




# AVANCES EN EL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES ESCAMOSOS FÓSILES CONTINENTALES DE AMÉRICA DEL SUR

ADRIANA M. ALBINO[1]
SANTIAGO BRIZUELA[1]

[1]CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, B7602AYJ Mar del Plata, Argentina.

**Recibido:** 1 de Junio de 2015 - **Aceptado:** 10 de Septiembre de 2015

**Para citar este artículo:** Adriana M. Albino y Santiago Brizuela (2015). Avances en el conocimiento de los reptiles escamosos fósiles continentales de América del Sur. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15(1): 31−39.

**Link a este artículo:** http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.10.09.2015.97

DESPLAZARSE HACIA ABAJO PARA ACCEDER AL ARTÍCULO

**Asociación Paleontológica Argentina**
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
**Tel/Fax** (54-11) 4326-7563
**Web:** www.apaleontologica.org.ar

ISSN 2469-0228

Año 2015 - Volumen 15(1): 31-39

VOLUMEN TEMÁTICO

APA Publicación Electrónica

# AVANCES EN EL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES ESCAMOSOS FÓSILES CONTINENTALES DE AMÉRICA DEL SUR

ADRIANA M. ALBINO[1] Y SANTIAGO BRIZUELA[1]

[1]CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, B7602AYJ Mar del Plata, Argentina.
*aalbino@mdp.edu.ar*; *brizuela@mdp.edu.ar*

**Resumen.** Los escamosos conforman un exitoso grupo de reptiles que incluye más de 9.600 especies actuales. Su evolución en América del Sur, escasamente ilustrada por un registro fósil incompleto y episódico, es consecuencia de la compleja historia geológica y paleoclimática de esta parte del mundo. El registro del Mesozoico está concentrado principalmente en Argentina y Brasil, con menor presencia en Bolivia. Los principales clados de reptiles escamosos (Iguania y Scleroglossa) aparecen en el registro durante el Cretácico, donde las serpientes eran comunes y diversas, con algunas de las más primitivas formas terrestres. Los escamosos del Paleógeno y Neógeno provienen principalmente de Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Perú y Venezuela. Los lagartos eran poco comunes en el Paleógeno pero las serpientes muestran una importante diversidad que incluye al menos dos boideos actuales (*Boa* y *Corallus*) y formas extintas. El Mioceno es especialmente relevante ya que se reconocen por primera vez algunos géneros actuales de Iguanidae (*Liolaemus*, *Pristidactylus*), Teiidae (*Tupinambis*) y otros Boidae (*Eunectes*, probablemente *Epicrates*), aunque también existen géneros extintos. La primera ocurrencia de Colubridae corresponde al Mioceno temprano, mientras que los Scolecophidia aparecen en el registro durante el Mioceno medio y los Viperidae en el Mioceno tardío. El más antiguo Amphisbaenia sudamericano es registrado en el Plioceno y los primeros Gekkonidae, Anguidae y Elapidae son del Pleistoceno. La mayoría de los escamosos del Pleistoceno y Holoceno corresponden a géneros actuales, incluyendo algunas especies vivientes.

**Palabras clave.** Lagartos. Anfisbenios. Serpientes. Mesozoico. Cenozoico. América del Sur.

**Abstract .** ADVANCES IN THE KNOWLEDGE OF THE CONTINENTAL FOSSIL SQUAMATE REPTILES OF SOUTH AMERICA. The squamates are a successful group of reptiles which includes more than 9,600 extant species. Their evolution in South America, scarcely illustrated by the incomplete and episodic fossil record, is a consequence of the complex geological and paleoclimatic history of this part of the world. The Mesozoic squamate record is concentrated in Argentina and Brazil, with less presence in Bolivia. Both major squamate clades (Iguania and Scleroglossa) are present during the Cretaceous, where snakes were common and diverse, involving some of the most primitive terrestrial forms. Paleogene and Neogene squamates were mainly recorded in Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Peru, and Venezuela. Lizards were uncommon in Paleogene deposits but snakes showed an important diversity which included at least two extant boid snakes (*Boa* and *Corallus*) and extinct forms. The Miocene is especially relevant because of the first recognition of some extant genera of Iguanidae (*Liolaemus, Pristidactylus*), Teiidae (*Tupinambis*), and other Boidae (*Eunectes*, probably *Epicrates*), although extinct genera were also present. First occurrence of Colubridae is from the early Miocene, whereas Scolecophidia appeared in the middle Miocene, and Viperidae in the late Miocene. The earliest Amphisbaenia of South America is recorded in the Pliocene, and the earliest Gekkonidae, Anguidae and Elapidae come from the Pleistocene. Most Pleistocene and Holocene squamate remains correspond to living genera, including some extant species.

**Key words.** Lizards. Amphisbaenians. Snakes. Mesozoic. Cenozoic. South America.

Squamata es el clado más diverso de reptiles terrestres modernos, incluyendo más de 9.600 especies vivientes de lagartos, anfisbenios y serpientes distribuidas en todos los continentes excepto la Antártida (Uetz y Hošek, 2015). Aunque su registro fósil proporciona evidencia de su historia evolutiva y radiación, aún es muy incompleto y parcial, en particular en América del Sur. Los restos, que corresponden tanto a grupos extintos como vivientes, provienen principalmente de ensambles de microvertebrados en los cuales se conservan en forma fragmentaria y disgregada. Hasta fines del siglo pasado, los resúmenes más completos sobre el registro sudamericano de reptiles escamosos se encontraban en las recopilaciones de Gasparini y Báez (1975), Báez y Gasparini (1977, 1979), Estes y Báez (1985) y Gasparini *et al.* (1986). Estos trabajos se basaron en un registro limitado, cronológicamente discontinuo y fundado principalmente en restos fragmentarios de fósiles colectados durante el siglo XIX y principios del siglo XX (Albino y Brizuela,

2014a). En este sentido, las identificaciones taxonómicas no estaban suficientemente fundamentadas y las descripciones no contenían elementos útiles para las mismas. Sin embargo, ya en esas contribuciones fue posible vislumbrar la importancia de este registro en interpretaciones sobre paleoclimas, origen y dispersión de los grupos, e incidencia de los cambios fisiográficos en la distribución de los taxones. Dichas recopilaciones fueron la base para trabajos posteriores en los cuales se efectuaron revisiones de materiales logrando nuevos resultados, identificaciones a niveles taxonómicos inferiores y discusiones sistemáticas bien fundamentadas (Albino, 1996a, 2007, 2011; Albino y Brizuela, 2014a). De esta manera, aunque la diversidad de escamosos en el pasado aparece como aún muy baja comparada con la diversidad actual, el registro proporciona información útil para reconstruir la historia evolutiva del grupo y explicar en gran parte el origen y la estructura de la herpetofauna sudamericana actual, tal como fue entendido anticipadamente en las recopilaciones mencionadas. En esta oportunidad creemos oportuno homenajear a la Dra. Zulma Gasparini, pionera en la paleoherpetología sudamericana, con la presentación de una síntesis actualizada del registro de escamosos fósiles sudamericanos a 40 años de su primera recopilación.

## REGISTRO SUDAMERICANO DE REPTILES ESCAMOSOS

Los Squamata componen un grupo integrado tradicionalmente por los “Sauria” o “Lacertilia” (lagartos), Serpentes u Ophidia (serpientes) y Amphisbaenia (anfisbenios). Los dos últimos son grupos monofiléticos, mientras que los lagartos constituyen una agrupación que ya desde los primeros trabajos cladísticos (*e.g.*, Estes *et al.*, 1988) se reconoce como parafilética. Por razones históricas se denomina lagartos a todos aquellos escamosos que no son serpientes ni anfisbenios; por tal motivo, en este trabajo, se los trata conjuntamente.

El registro de escamosos sudamericanos se presenta detalladamente en trabajos recientes (Albino, 1996a, 2007, 2011; Albino y Brizuela, 2014a), de manera que en esta contribución se expone un panorama más general. Las citas y discusiones específicas pueden ser extraídas de los trabajos mencionados.

### *Los lagartos*

Aunque se estima que los escamosos se habrían originado en algún momento durante el Triásico, en América del Sur los primeros registros son del Cretácico de Brasil y Argentina, e incluyen formas de lagartos de relaciones sistemáticas no del todo resueltas como *Olindalacerta brasiliensis, Tijubina pontei* y *Calanguban alamoi* (Evans y Yabumoto, 1998; Simões, 2012; Simões *et al.*, 2015a) y otras que representan a las principales líneas evolutivas, Scleroglossa e Iguania (Apesteguía *et al.*, 2005; Brizuela y Albino, 2011; *Brasiliguana prudentis* Nava y Martinelli, 2011; *Gueragama sulamericana* Simões *et al.*, 2015b). En particular, en Brasil se registra la especie *Pristiguana brasiliensis* que fue originalmente considerada como un iguánido (Estes y Price, 1973), pero recientemente reconocida en un grupo junto con *Huehuecuetzpalli mixtecus* de México, constituyendo el grupo hermano de los Iguania (Daza *et al.*, 2012).

Con respecto al Cenozoico, se advierte que el registro es pobre en el Paleógeno pero abundante en el Neógeno (Albino y Brizuela, 2014a). Los restos más antiguos provienen del Paleoceno temprano de Bolivia, confirmándose la presencia temprana de iguánidos (Rage, 1991), pero la mayor riqueza proviene del yacimiento de São José de Itaboraí de Brasil (Eoceno temprano). Según resultados no publicados sobre esta fauna (Carvalho, 2001) los principales linajes de escamosos (Gekkota, Scincomorpha y Anguimorpha) ya estaban presentes en el Paleógeno sudamericano. Además, la confirmación de la presencia de una forma extinta de Teiidae Tupinambinae, *Lumbrerasaurus scagliai,* en el Eoceno temprano de Argentina (Donadío, 1985; Brizuela y Albino, 2015), indica que esta familia ya entonces se encontraba diversificada en sus dos subfamilias, concordando con un posible origen en el Cretácico–Paleoceno, como lo proponen datos moleculares (Giugliano *et al.*, 2007). Con respecto al Oligoceno, recientemente se reconoció un Iguanidae y especialmente un posible Iguaninae, el cual sugiere que el grupo tenía una distribución más extensa que la actual, alcanzando el norte de la Patagonia (Albino y Brizuela, 2014b).

La escasez del registro Paleógeno contrasta con la abundancia de lagartos recuperados en el Neógeno. Se encuentran bien representados los iguánidos y los teidos, mientras que otros grupos son más escasos (Gekkonidae, Anguidae) o dudosos (Scincidae). Entre los materiales del

Mioceno de Argentina, Colombia, Perú y Brasil se reconocen miembros de Iguanidae (Estes, 1961; Sullivan y Estes, 1997; Hsiou *et al.*, 2007). Parte de estos corresponden a los registros más antiguos de géneros vivientes (*Liolaemus*, *Pristidactylus*; Albino, 2008). Se destaca que el género de iguánido extinto *Erichosaurus*, que fuera descripto por Ameghino (1899), actualmente se considera inválido (Fernicola y Albino, 2012). Recientemente también se ha reconocido la presencia de Iguanidae para el Plioceno de Argentina, entre los cuales hay formas todavía indeterminadas, además de *Liolaemus* y el extinto *Uquiasaurus heptanodonta*, forma basal a los tropidúridos actuales (Brizuela *et al.*, 2011; Daza *et al.*, 2012; Brizuela y Cruz, 2013). Para el Pleistoceno y Holoceno hay citas de iguánidos en Ecuador, Argentina, Brasil y Chile, entre los cuales se reconoce *Liolaemus*, *Leiosaurus*, *Tropidurus*, *Polychrus* y cf. *Enyalius* (Hoffstetter, 1970; Van Devender, 1977; Albino, 2005; Núñez *et al.*, 2005; Camolez y Zaher, 2010; Agnolín y Jofré, 2011; Hsiou *et al.*, 2012). Más recientes son los hallazgos de *Liolaemus* en sitios arqueológicos de la Argentina (Albino y Kligmann, 2007; Albino y Franco, 2011).

Los teidos tupinambinos tienen un registro Neógeno más completo que abarca Argentina, Colombia, Perú, Brasil, Uruguay y Bolivia, en particular del género actual *Tupinambis*, pero también del extinto *Paradracaena* y un representante extinto de *Callopistes* (*C. bicuspidatus*) (Hoffstetter, 1963, 1968; Chani, 1976; Estes, 1983; Sullivan y Estes, 1997; Ubilla y Perea, 1999; Brizuela y Albino, 2004, 2008a,b, 2012a,b; Albino *et al.*, 2006, 2009, 2013; Hsiou *et al.*, 2009; Pujos *et al.*, 2009; Brizuela, 2010; Bolet y Evans, 2011). Es notable que en el Mioceno de Patagonia los teidos tupinambinos alcanzaran latitudes mayores a los 40° S, donde actualmente no se encuentran, indicando condiciones climáticas más benignas. El registro de *Callopistes* en el Mioceno–Plioceno de la costa atlántica de Argentina se destaca ya que el género se encuentra actualmente limitado a zonas áridas transandinas, desde Ecuador a Chile. Varios de los registros mencionados fueron originalmente asignados a especies extintas (Ameghino, 1893; Rovereto, 1914; Kraglievich, 1947; Hsiou, 2007), pero estudios recientes no han logrado sostener la validez de las mismas (Brizuela, 2010; Brizuela y Albino, 2008a, 2012b) o han sido puestas en duda (Scanferla *et al.*, 2009). Restos de *Tupinambis* también proceden del Pleistoceno–Holoceno de Brasil y Argentina. Algunos de estos restos fueron recuperados de sitios arqueológicos (véase Albino y Albino, 2004; Camolez y Zaher, 2010) y, en al menos uno, los restos presentan evidencia de uso antrópico (Quintana *et al.*, 2000, 2004).

El registro de los teidos de la subfamilia Teiinae es menos abundante, con reportes en Brasil, Ecuador y Argentina. Se reconoce Cnemidophorinae desde el Mioceno tardío (Albino *et al.*, 2013) y para el Pleistoceno y Holoceno se identifican restos de los actuales "*Ameiva*","*Cnemidophrus*", *Dicrodon* y *Teius* (Hoffstetter, 1970; Estes, 1983; de Queiroz, 2004; Albino, 2005; Camolez y Zaher, 2010; Hsiou *et al.*, 2012; Brizuela y Cruz, 2013).

Los restantes grupos de lagartos tienen un registro fósil mucho más pobre. Los Gekkota están representados solo por el género *Homonota* desde el Pleistoceno de Argentina (Albino, 2005; Angolín y Jofré, 2011). Los ánguidos, con los géneros *Ophiodes* y *Diploglossus* están en el Pleistoceno de Argentina y Brasil, respectivamente (Camolez y Zaher, 2010; Brizuela *et al.*, 2015). Los escíncidos tienen una única cita dudosa de un sitio arqueológico de la Argentina (Rodríguez Loredo, 1998).

### *Los anfisbenios*

Este grupo tiene su registro más antiguo en América del Sur en el Plioceno de Argentina, con el género *Amphisbaena* (Brizuela y Albino, 2012b), aunque Hsiou *et al.* (2007) citan la posible presencia de un anfisbénido en el Mioceno de Brasil. Otros materiales de anfisbénidos fueron recuperados en Argentina, Bolivia y Brasil (Hoffstetter, 1968; Gans y Montero, 1998; Torres y Montero, 1998; de la Fuente, 1999; Scanferla *et al.*, 2006; Brizuela, 2010; Camolez y Zaher, 2010; Agnolín y Jofré, 2011), gran parte de los cuales se asignan al género *Amphisbaena,* aunque también se han reportado restos de *Anops* y *Leposternon*. Algunos registros de *Amphisbaena* provienen de sitios arqueológicos de Argentina y representarían un uso ritual-ceremonial (Tobisch *et al.*, 2005; Albino y Kligmann, 2009).

### *Las serpientes*

Los recientes estudios sobre especímenes del Jurásico de Estados Unidos de Norte América, Portugal y Reino Unido indican que la diversificación y radiación geográfica

más antigua de las serpientes habría ocurrido al menos desde el Jurásico medio (Caldwell *et al.*, 2015). Los fósiles de este clado son comunes y diversos en depósitos de América del Sur desde el Cretácico, incluyendo algunas de las formas más primitivas de serpientes terrestres como *Najash rionegrina*, *Dinilysia patagonica*, los extintos Madtsoiidae con *Alamitophis*, *Patagoniophis* y *Rionegrophis* y el probable "anilioideo" *Australophis anilioides* (Albino, 1986, 1994, 1996a, 2000, 2007, 2011; Martinelli y Forasiepi, 2004; Apesteguía y Zaher, 2006; Gómez *et al.*, 2008; Zaher *et al.*, 2009; Albino y Brizuela, 2014a). Además, en Brasil se ha reconocido una serpiente primitiva de relaciones inciertas, *Seismophis septentrionalis* (Hsiou *et al.*, 2014), mientras que en Bolivia se ha recuperado un posible madtsoideo (Gayet *et al.*, 2001). Esta diversidad sería producto de una importante diversificación de serpientes terrestres en territorios de Gondwana.

Con respecto al Cenozoico, las más antiguas serpientes del Paleógeno sudamericano proceden del Paleoceno de Bolivia, donde se identifica un "anilioideo" indeterminado, al menos dos géneros de boideos, un madtsoideo o boideo, un tropidófido y el macrostomado derivado *Kataria anisodonta* (de Muizon *et al.*, 1983; Rage, 1991; Scanferla *et al.*, 2013). Rage (1981) también menciona la presencia de *Coniophis* en Perú. Además, un boideo de tamaño excepcionalmente grande (alrededor de 13 m de longitud) procede de Colombia, *Titanoboa cerrejonensis* (Head *et al.*, 2009). El registro de serpientes del Eoceno se vuelve más significativo, especialmente el proveniente del yacimiento de São José de Itaboraí de Brasil (Eoceno temprano), donde se han identificado restos de *Coniophis* cf. *C. precedens*, el "anilioideo" *Hoffstetterella brasiliensis*, el madtsoideo *Madtsoia camposi*, los boideos *Waincophis pressulus*, *W. cameratus* y *Corallus priscus* (Boinae) y *Hechtophis austrinus* (Boidae *incertae sedis*), y los booideos *Paraungaliophis pricei* (Ungaliophiinae), *Itaboraiophis depressus* y *Paulacoutophis perplexus* (Booidea *incertae sedis*), y posiblemente un Caenophidia (Russellophiidae) (Albino, 1990; Rage, 1998, 2001, 2008). El registro de *Corallus* es el más antiguo para este género viviente. En la Argentina, el Eoceno incluye formas de serpientes de tamaño gigantesco, como *Madtsoia* con *M. bai* (Simpson, 1933, 1935; Hoffstetter, 1959; Albino, 1993) y el boideo *Chubutophis grandis* (Boinae, Albino, 1993). También se reconocen boideos de tamaños medianos, incluyendo el registro más antiguo del género actual *Boa* (Albino, 1993, 2011, 2012; Albino y Carlini, 2008), y boideos de tamaños pequeños como *Waincophis australis* (Boinae, Albino, 1987). En Ecuador se registra una serpiente marina paleófida (Hoffstetter, 1958). Para el Oligoceno se ha citado recientemente el más joven madtsoideo registrado en América del Sur (probable *Madtsoia*, Albino y Brizuela, 2014b).

A partir del Mioceno se advierte claramente un importante cambio en la composición de la ofidiofauna patagónica, caracterizada por la presencia de boideos de mucho menor tamaño que los del Paléogeno, como los extintos *Waincophis* y *Gaimanophis*, además de la aparición de los primeros colúbridos (Albino, 1996b,c; Fernicola y Albino, 2012). El menor tamaño de estos boideos estaría relacionado con un decrecimiento de las temperaturas medias, lo cual es consistente con los cambios en las temperaturas globales reportados para esta época (Zachos *et al.*, 2001). Sin embargo, es notable que aún entonces los boideos habitaran más allá de los 34° de latitud sur que es su límite actual de distribución (Albino y Brizuela, 2014a).

Aparte de los de Patagonia, los depósitos miocenos de Colombia, Venezuela, Brasil y la región pampeana de Argentina han provisto interesantes restos de serpientes. Entre estos materiales se reconoce el primer escolecofidio de América del Sur, la forma basal de aletinofidio extinto *Colombophis*, el boideo viviente *Eunectes* aff. *Epicrates* sp., *Waincophis* sp. y colúbridos y vipéridos indeterminados (Estes, 1961, 1983; Hoffstetter y Rage, 1977; Hecht y LaDuke, 1997; Albino y Montalvo, 2006; Head *et al.*, 2006; Hsiou y Albino, 2009, 2010a; Hsiou *et al.*, 2009, 2010). Los hallazgos de *Eunectes* y *Epicrates* son los más antiguos para estos géneros vivientes. El único boideo extinto hallado en el Mioceno tardío sudamericano es *Waincophis*, lo cual implica la superviviencia del mismo desde el Eoceno temprano hasta el Mioceno tardío. Los vipéridos, con el registro más antiguo de la familia en América del Sur en el Mioceno tardío, sugieren que ingresaron previamente al cierre definitivo del Istmo de Panamá (Albino y Montalvo, 2006). También en la provincia de Buenos Aires se han recuperado materiales de boideos, colúbridos y vipéridos del Mioceno y Plioceno (Albino, 1989, 1992; Albino y Quintana, 1992; Albino y Montalvo, 2006; Albino y Carlini, 2008; Albino *et al.*, 2013).

Ya para el Pleistoceno y Holoceno la mayoría de los restos fósiles de serpientes de América del Sur pueden ser asignados a formas vivientes. Este registro, proveniente principalmente de Argentina y Brasil, pero también de Colombia y Venezuela, incluye Boidae, "Colubridae" y Viperidae (Porta, 1965; Albino, 1995, 1999, 2001; Albino *et al*., 2002; Scanferla y Nenda, 2005; Scanferla *et al.,* 2005, 2009; Scanferla, 2006; Head *et al*., 2006; Albino y Carlini, 2008; Camolez y Zaher, 2010; Hsiou y Albino, 2010a,b). Se pueden reconocer los géneros actuales *Boa*, *Corallus*, *Epicrates*, *Eunectes*, *Clelia*, *Boiruna*, *Lystrophis*, *Philodryas*, *Mastigodryas*, *Chironius*, *Pseutes, Tantilla, Helicops*, *Synophis*, *Bothrops* y *Crotalus*. Finalmente, los Elapidae solo han sido identificados en el Pleistoceno de Brasil (Camolez y Zaher, 2010).

## CONCLUSIONES

En territorio sudamericano los sedimentos paleontológicamente más productivos en materiales de escamosos se concentran en la región meridional, aunque la diversidad actual es mucho mayor en los ambientes tropicales del norte. La evolución paleoclimática, que incluyó grandes modificaciones especialmente en las altas latitudes, sugiere que el registro documentado hasta el presente es solo una pequeña muestra de la composición herpetológica en el pasado. De este modo, es dificultoso extraer conclusiones generalizadas sobre la evolución de los escamosos en América del Sur teniendo en consideración el incompleto y episódico registro fósil y la compleja historia geológica y paleoclimática del territorio. A pesar de estas limitaciones es posible trazar algunas explicaciones generales sobre la historia del grupo.

Durante el Cretácico, las condiciones cálidas y húmedas generalizadas habrían propiciado escenarios favorables para la diversificación temprana de los escamosos. En América del Sur, los dos mayores clados de lagartos (Iguania y Scleroglossa) ya estarían presentes, mientras que las serpientes estaban representadas por una variedad de formas terrestres primitivas y extintas de diversos tamaños. La conexión Cretácico–Paleógena entre el sur de Patagonia y el este de Australasia mediante la Península Antártica, habría permitido la continuidad en la distribución de las serpientes madtsoideas *Alamitophis* y *Patagoniophis* que se reencuentran en el Eoceno australiano.

Durante la mayor parte del Paleógeno, las condiciones climáticas tropicales extendidas de norte a sur habrían favorecido el gigantismo de algunas serpientes sudamericanas, como *Titanoboa* y los madtsoideos, los segundos con su último registro en el territorio en el Oligoceno tardío. Se advierte una gran diversidad de formas de serpientes y presumiblemente también de lagartos, incluyendo grupos que alcanzarían gran importancia en el registro sudamericano posterior como los teidos tupinambinos y las serpientes boideas, entre las cuales se reconocen al menos dos géneros actuales.

El Mioceno sudamericano se caracterizó por el desarrollo de una fauna diversa de escamosos, incluyendo la aparición de varios géneros actuales y géneros extintos exclusivos de la región. "Colubridae" y Viperidae se encuentran en territorio sudamericano antes del establecimiento del istmo de Panamá.

La fauna de escamosos del Mioceno indica que en el norte sudamericano los ambientes se caracterizaron por áreas abiertas forestadas a lo largo de los ríos, pantanos y lagos, bajo un clima estacional tropical seco-húmedo. Estas condiciones explicarían el desarrollo de una fauna compuesta por taxones que explotan este tipo de ambientes (*Tupinambis*, *Eunectes*, *Corallus*, *Epicrates*) así como formas extintas con preferencias ecológicas comparables (*Paradracaena*). El consecuente levantamiento de las cordilleras orientales y centrales de Colombia aumentó la aridez en el valle superior del río Magdalena determinando la extinción de algunos de estos taxones, mientras que la reducción del sistema del lago Pebas en Perú también coincidiría con la desaparición de ciertos géneros.

Comparado con la actualidad puede notarse que los cambios climáticos y ambientales ocurridos durante el Mioceno como consecuencia de las fases más intensas del levantamiento de los Andes, y que significó una importante disminución de las temperaturas y el aumento de la aridez, habrían afectado diferencialmente la fauna de escamosos de Patagonia. Mientras que los teidos tupinambinos, las serpientes boideas y los colúbridos retraen su distribución hacia el norte, los iguánidos experimentaron acontecimientos de vicarianza dando por resultado una importante diversificación a ambos lados de la Cordillera.

Durante el Mioceno más tardío y Plioceno algunos ele-

mentos aún se registran fuera de su actual área de distribución (el tupinambino *Callopistes*, serpientes boideas).

La mayoría de los restos del Pleistoceno y Holoceno se pueden asignar a géneros vivientes, incluso especies actuales. Los cambios climáticos y ambientales ocurridos durante el Pleistoceno superior habrían dado lugar a cambios en los patrones distribucionales de algunas de estas formas, pero la composición de escamosos sudamericano ya estaría establecida en sus lineamientos generales.

## AGRADECIMIENTOS

En primera instancia deseamos agradecer a la Dra. Zulma Gasparini el haber contribuido a nuestra formación como paleoherpetólogos. Muchas gracias a Marta Fernández y Yanina Herrera por la iniciativa y por invitarnos a ser partícipes de este volumen.

## BIBLIOGRAFÍA

Agnolín, F.L. y Jofré, G. 2011. Nuevos registros de Squamata (Reptilia) para el Pleistoceno superior del Norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 51: 49–58.

Albino, A.M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 15–21.

Albino, A.M. 1987. Un nuevo Boidae (Reptilia: Serpentes) del Eoceno temprano de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 24: 61–66.

Albino, A.M. 1989. Primer registro de Colubridae (Reptilia: Serpentes) de Argentina (Edad Montehermosense *s.l.*, Plioceno). *Ameghiniana* 25: 281–287.

Albino, A.M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraiense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana* 27: 337–342.

Albino, A.M. 1992. Primer registro de un Boidae (Reptilia: Serpentes) en el Plioceno de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Pesquisas* 10: 106–109.

Albino, A.M. 1993. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): paleoecology and coevolution with mammals. *Historical Biology* 7: 51–69.

Albino, A.M. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) del Cretácico tardío de Patagonia. *Pesquisas* 21: 58–63.

Albino, A.M. 1995. Descripción del más antiguo Viperidae (Serpentes) de América del Sur. *Stvdia Geologica Salmanticensia* 31: 11–20.

Albino, A.M. 1996a. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A 30. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, p. 185–202.

Albino, A.M. 1996b. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part I: the Booidea. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 199: 417–434.

Albino, A.M. 1996c. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina) Part II: The Colubroidae. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 200: 353–360.

Albino, A.M. 1999. Serpientes del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío–Holoceno), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 36: 269–273.

Albino, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247–253.

Albino, A.M. 2001. Reptiles. En: D.L. Mazzanti y C.A. Quintana (Eds.), *Cueva Tixi: Cazadores y recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental. Tomo I. Geología, Paleontología y Zooarqueología.* Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, p. 65–74.

Albino, A.M. 2005. A late Quaternary lizard assemblage from the southern Pampean Region of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 185–191.

Albino, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles.* Indiana University Press, Indiana, p. 87–115.

Albino, A.M. 2008. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (provincia del Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 45: 775–782.

Albino, A.M. 2011. Evolution of Squamata reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 103: 441–457.

Albino, A.M. 2012. First snake record from the Sarmiento Formation at La Gran Hondonada (Chubut Province, Argentina). *Ameghiniana* 49: 230–235.

Albino, A.M. y Albino, R.H. 2004. Los Reptiles de los sitios arqueológicos de la Argentina y la bibliografía para su estudio. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie)* 9: 1–16.

Albino, A.M. y Brizuela, S. 2014a. An overview of the South American fossil squamates. *The Anatomical Record* 297: 349–368.

Albino, A.M. y Brizuela, S. 2014b. First record of squamate reptiles from the Oligocene of South America. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 38: 412–421.

Albino, A.M. y Carlini, A.A. 2008. First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology* 42: 82–88.

Albino, A.M. y Kligmann, D.M. 2007. An accumulation of bone remains of two *Liolaemus* species (Iguanidae) in an Holocene archaeological site of the Argentine Puna. *Amphibia-Reptilia* 28: 154–158.

Albino, A.M. y Kligmann, D.M. 2009. Inusual hallazgo de anfisbenas (Squamata, Amphisbaenidae) en un sitio arqueológico de Argentina. *Revista Española de Herpetología* 23: 99–106.

Albino, A.M. y Franco, N.V. 2011. Lagartijas (Iguania: Liolaemidae) procedentes del sitio arqueológico Bi Aike 3 (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 39: 127–131.

Albino, A.M. y Montalvo, C.I. 2006. Snakes from the Cerro Azul Formation (Upper Miocene), central Argentina, with a review of fossil viperids from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 581–587.

Albino, A.M. y Quintana, C.A. 1992. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalalense y Uquiense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano?) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 29: 125–133.

Albino, A.M., Brizuela, S. y Montalvo, C.I. 2006. New *Tupinambis* remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. *Journal of Herpetology* 40: 206–213.

Albino, A.M., Montalvo, C.I. y Brizuela, S. 2013. New Records of Squamates from the Upper Miocene of South America. *Journal of Herpetology* 47: 590–598.

Albino, A.M., Quintana, C.A. y Valverde, F. 2002. La fauna herpetológica de los sitios arqueológicos de Argentina, con énfasis en la región pampeana. En: D.L. Mazzanti, M. Berón y F. Oliva (Eds.),

*Del Mar a los Salitrales, Diez mil Años de Historia Pampeana en el Umbral del Tercer Milenio.* Universidad Nacional de Mar del Plata y Sociedad Argentina de Antropología, Mar del Plata, p. 411–417.

Albino, A.M., Tomassini, R. y Brizuela, S. 2009. Presencia del lagarto teiido *Tupinambis* en la Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 46: 177–178.

Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozoico en la Formación Santacruceña de Patagonia austral. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 75–84.

Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Segundo Censo Nacional de la República Argentina. Suplemento. Adiciones y Correcciones. *Obras Completas* 12: 706.

Apesteguía, S. y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037–1040.

Apesteguía, S., Agnolín, F.L. y Lío, G.L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. *Comptes Rendus Palevol* 4: 311–315.

Báez, A.M. y Gasparini, Z. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana* 14: 149–232.

Báez, A.M. y Gasparini, Z. 1979. The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. En: W.E. Duellman (Ed.), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal.* Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas, p. 29–54.

Bolet, A. y Evans, S.E. 2011. *Tupinambis* sp. from the Quaternary of Argentina: Undescribed specimens from old collections. En: J. Marigó, M. Pérez de los Ríos, R. Minwer-Barakat, A. Bolet y D. De Miguel (Eds.), *27as Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología y Simposios de los Proyectos PICG 587 y 596. Paleontologia i Evolució, Memòria Especial* 5: 51–54.

Brizuela, S. 2010. [*Los lagartos continentales fósiles de la Argentina (excepto Iguania)*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 408 p. Inédito.].

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology* 38: 113–119.

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2008a. Re-evaluation of the type material of '*Diasemosaurus occidentalis*' Ameghino and '*Dibolosodon typicus*' Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 253–257.

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2008b. Tupinambine teiids from the middle Miocene of north-western Patagonia (Argentina). *Amphibia-Reptilia* 29: 425–431.

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2011. A Scincomorpha lizard from the Campanian of Patagonia. *Cretaceous Research* 32: 781–785.

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2012a. The teiid lizard *Tupinambis* in the Miocene–Pliocene of Córdoba and Entre Ríos provinces (Argentina). *Ameghiniana* 49: 262–266.

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2012b. Los reptiles escamosos del Plioceno de la costa Atlántica entre Mar del Plata y Miramar, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 14: 47–56.

Brizuela, S. y Albino, A.M. 2015. First Tupinambinae teiid (Squamata, Teiidae) from the Palaeogene of South America. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology.* Doi: 10.1080/08912963.2014.993629.

Brizuela, S., Albino, A.M. y Taglioretti, M.L. 2011. A probable Polychrotinae* (Squamata: Iguania) lizard remain from the Mid-Upper Pliocene of the Atlantic coast of Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 48: 148–149R.

Brizuela, S. y Cruz, L.E. 2013. Escamosos (Squamata) de la Formación Brochero, Plioceno, de la provincia de Córdoba (Argentina). *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 50: 9R–10R.

Brizuela, S., Cenizo, M.M. y Tassara, D. 2015. Reptiles escamosos (Squamata) del Pleistoceno medio del Norte de la ciudad de Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 29: 41–50.

Caldwell, M.W., Nydam, R.L., Palci, A. y Apesteguía, S. 2015. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature Communications* 6: 5996. Doi: 10.1038/ncomms6996.

Camolez, T. y Zaher, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). *Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia Da Universidade de São Paulo* 41: 1–96.

Carvalho, A.B. 2001. [*Estudo taxonomico dos 'lagartos' fósseis (Lepidosaurua: Squamata) da bacia de Sao José de Itaboraí (Paleoceno), estado do Rio de Janeiro.* Tesis Doctoral, Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio de Janeiro, 83 p. Inédito.].

Chani, J.M. 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior de Argentina - *Callopistes bicuspidatus* n. sp. *Revista Instituto Miguel Lillo* 1: 133–153.

Daza, J.D., Abdala, V., Arias, J.S., García-López, D. y Ortiz, P. 2012. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the Late Pliocene of Northwestern Argentina. *Journal of Herpetology* 46: 104–119.

de la Fuente, M.S. 1999. A review of the Pleistocene reptiles of Argentina: taxonomic and palaeoenvironmental considerations. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 109–136.

de Muizon, C., Gayet, M., Lavenu, A., Marshall, L.G., Sigé, B. y Villarroel, C. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, South Central Bolivia. *Geobios* 16: 747–753.

de Queiroz, A.N. 2004. Étude des vertébrés du site archéologique Rs-Tq-58, Montenegro, RS, Brésil: aspects archéozoologiques et taphonomiques. En: G.L.M. Goñalons (Ed.), *Zooarchaeology of South America*. Archaeopress, Oxford, p. 153–176.

Donadío, O.E. 1985. Un nuevo Lacertilio (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Formación Lumbrera (Eoceno temprano), Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 22: 221–228.

Estes, R. 1961. Miocene Lizards from Colombia South America. *Breviora Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 143: 1–11.

Estes, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. En: P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie, Part 10a.* Gustav Fischer, Stuttgart, p. 1–249.

Estes, R. y Báez, A.M. 1985. Herpetofauna of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: evidence of interchange? En: F.G. Stchli y S.B. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange.* Plenum Press, New York, p. 139–197.

Estes, R. y Price, L.I. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science* 180: 748–751.

Estes, R., de Queiroz, K. y Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. En: R. Estes, y G. Pregill (Eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families, Essays Commemorating Charles L. Camp.* Stanford University Press, Stanford, p. 119–281.

Evans, S.E. y Yabumoto, Y. 1998. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaöntologie, Monatsheft*e 1198: 349–364.

Fernicola, J.C. y Albino, A.M. 2012. Amphibians and squamate reptiles from the Santa Cruz Formation (late Early Miocene), Santa

Cruz Province, Argentina: paleoenvironmental and paleobiological considerations. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, New York, p. 129–137.

Gans, C. y Montero, R. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brazil). *Steenstrupia* 24: 9–22.

Gasparini, Z. y Baéz, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna Terciara de la Argentina. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas*: 377–415.

Gasparini, Z., de la Fuente, M.S. y Donadío, O.E. 1986. Los Reptiles Cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *4to Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 119–130.

Gayet, M., Marshall, L.G., Sempere, T., Meunier, F.J., Cappetta, H. y Rage, J.C. 2001. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169: 39–68.

Giugliano, L.G., Garcia Collevatti, R. y Colli, G.R. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 168–179.

Gómez, R.O., Báez, A.M. y Rougier, G.W. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Research* 29: 481–488.

Head, J.J., Sánchez Villega, M.R. y Aguilera, O.A. 2006. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 233–240.

Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly, P.D. y Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.

Hecht, M.K. y LaDuke, T.C. 1997. Limbless tetrapods of the La Venta Fauna, Colombia. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in Neotropics.* Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 95–99.

Hoffstetter, R. 1958. Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*P. sheppardi* nov. sp.) dans l´Éocène Supérieur de l´Équateur (Amérique du Sud). *Bulletin de La Société Géologique de France* 6: 45–50.

Hoffstetter, R. 1959. Un dentaire de *Madtsoia* (serpent géant du Paléocène de Patagonie). *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle 2nd Série* 31: 379–986.

Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocéne de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle* 35: 195–203.

Hoffstetter, R. 1968. Ñaupa, un gisement de vertébrés pleistocene dans le chaco Bolivien. *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle* 40: 823–836.

Hoffstetter, R. 1970. Vertebrados Cenozoicos del Ecuador. *4to Congreso Latinoamericano de Zoología* (Caracas), *Actas* 2: 955–970.

Hoffstester, R. y Rage, J.C. 1977. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 63: 161–190.

Hsiou, A. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10: 181–194.

Hsiou, A. y Albino, A.M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 43: 612–619.

Hsiou, A. y Albino, A.M. 2010a. New snake remains from the Miocene of northern South America. *Herpetological Journal* 20: 249–259.

Hsiou, A. y Albino, A.M. 2010b. First record of Viperidae snakes from the Pleistocene of southwestern Brazilian Amazonia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 35: 389–395.

Hsiou, A., Albino, A.M. y Ferigolo, J. 2009. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). *Revista Brasileira de Paleontologia* 12: 225–230.

Hsiou, A., Albino, A.M. y Ferigolo, J. 2010. Reappraisal of the South American Miocene snakes of the genus *Colombophis*, with description of a new species. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 365–379.

Hsiou, A., Albino, A.M., Medeiros, M.A. y Santos, R.A.B. 2014. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 635–642.

Hsiou, A., de Oliveira, P.V., Ximenes, C.L. y Viana, M.S.S. 2012. Lizards and snakes (Lepidosauria, Squamata) from the late Quaternary of the state of Ceará in northeastern Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies* 74: 262–270.

Hsiou, A., Ferigolo, J. y Albino, A.M. 2007. Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazônia Sul-Ocidental, Brasil. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 44: 23R.

Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257–305.

Nava, W.R. y Martinelli, A.G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 291–299.

Núñez, H., Stafford, T.W. y Frassinetti, D. 2005. Primer registro de fósiles de *Liolaemus* en Chile (Reptilia, Sauria). *Noticiario Mensual Del Museo Nacional de Historia Natural* 356: 3–7.

Kraglievich, L.J. 1947. Presencia de lagartos del género *Tupinambis* en la fauna Pliocena Chapadmalalense. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 143: 253–257.

Porta de, J. 1965. Nota preliminar sobre la fauna de vertebrados hallada en Curití (Departamento de Santander, Colombia). *Boletín de Geología Universidad Industrial de Santander* 19: 112–115.

Pujos, F., Albino, A.M., Baby, P. y Goyout, J.L. 2009. Presence of the extinct lizard *Paradracaena* (Teiidae) in the middle Miocene of the Peruvian Amazon. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 594–598.

Quintana, C.A., Mazzanti, D.L. y Valverde, F. 2004. El lagarto overo como recurso faunístico durante el Holoceno de las sierras de Tandilia Oriental, provincia de Buenos Aires. En: C. Gradin y F. Oliva (Eds.), *La región Pampeana. Su pasado arqueológico.* Laborde, Buenos Aires, p. 347–353.

Quintana, C.A., Valverde, F. y Mazzanti, D.L. 2000. Roedores y lagartos como emergentes de la diversificación de la subsistencia durante el Holoceno tardío de la región Pampeana Argentina. *Latin American Antiquity* 13: 455–473.

Rage, J.C. 1981. Les continents péri-atlantiques au crétacé supérieur: Migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Research* 2: 65–84.

Rage, J.C. 1991. Squamate reptiles from the Early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. *Revista Técnica de YPFB* 12: 503–508.

Rage, J.C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata* 27: 109–144.

Rage, J.C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata* 30: 111–150.

Rage, J.C. 2008. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part III. Ungaliophiinae, Booids *incertae sedis*, and Caenophidia. Summary, update, and discussion of the snake fauna from the locality. *Palaeovertebrata* 36: 37–73.

Rodríguez Loredo, C. 1998. Estudio arqueozoológico del sitio Inca Potrero Chaquiago, Barrios La Solana y Retambay, Andalgalá provincia de Catamarca, Argentina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 22-23: 203–245.

Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 172–175.

Scanferla, C.A. 2006. The oldest record of *Clelia* (Serpentes-Colubridae) in South America. *Comptes Rendus Palevol* 5: 721–724.

Scanferla, C.A. y Nenda, S.J. 2005. El registro más antiguo del género *Bothrops* (Serpentes, Viperidae), proveniente del Pleistoceno inferior a medio de Argentina. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 7: 177–181.

Scanferla, C.A., Agnolín, F.L. y Voglino, D. 2009. *Boiruna* cf. *B. maculata* (Ophidia: Colubroides) from the early to middle Pleistocene of South America, and the effects of Pleistocene extinctions on South American reptiles. *South American Journal of Herpetology* 4: 259–267.

Scanferla, C.A., Cenizo, M.M. y de los Reyes, L.M. 2005. Sobre el primer registro fósil del género *Lystrophis* Cope, 1885 (Serpentes-Colubridae-Xenodontinae). *Studia Geologica Salmanticensia* 41: 93–101.

Scanferla, C.A., Montero, R. y Agnolín, F.L. 2006. The first fossil record of *Amphisbaena heterozonata* from the late Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. *South American Journal of Herpetology* 1: 138–142.

Scanferla, A., Zaher, H., Novas, F.E., de Muizon, C. y Céspedes, R. 2013. A new snake skull from the Paleocene of Bolivia sheds light on the evolution of Macrostomatans. *PLoS ONE* 8: e57583.

Simões, T.R. 2012. Redescription of *Tijubina pontei*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84: 79–94.

Simões, T.R., Caldwell, M.W. y Kellner, A.W.A. 2015a. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 601–614.

Simões, T.R., Wilner, E., Caldwell, M.W., Weinschütz, L.C. y Kellner, A.W.A. 2015b. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications* 6: 8149. Doi: 10.1038/ncomms9149.

Simpson, G.G. 1933. A new fossil snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bulletin American Museum of Natural History* 67: 1–22.

Simpson, G.G. 1935. Early and middle Tertiary geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates* 775: 1–29.

Sullivan, R.M. y Estes, R. 1997. *Paradracaena colombiana* (Estes, 1961) new genus (Squamata, Teiidae): A reassessment of the Tupinambinae from the Miocene Honda Group of Colombia. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in Neotropics.* Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 100–112.

Tobisch, A., Padula, G., Drube, H. y Salceda, S. 2005. Sitio de entierro múltiple en la Mesada de Carrizal. En: C. Sempé, S. Salceda y M. Mafia (Eds.), *Azampay: Presente y Pasado de un Pueblito Catamarqueño. Antología de Estudios Antropológicos.* Ediciones al Margen, La Plata, p. 423–440.

Torres, S.E. y Montero, R. 1998. Sobre algunas vértebras fósiles de Amphisbanidae (Reptilia: Amphisbaenia) de la Formación Ensenada (Pleistoceno Inferior) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 18: 149–197.

Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75–90.

Uetz, P. y Hošek, J. 2015. The Reptile Database. World Wide Web: http://www.reptile-database.org, accessed March 23, 2015.

Van Devender, T.R. 1977. Observations on the Argentine iguanid lizard *Leiosaurus bellii* Dumeril and Bibron (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 11: 238–241.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686–693.

Zaher, H., Apesteguía, S. y Scanferla, C.A. 2009. The anatomy of the upper cretaceous snake *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher, 2006, and the evolution of limblessness in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 801–826.

**Recibido:** 1 de junio de 2015

**Aceptado:** 10 de septiembre de 2015